

МОНИТОРИНГ ВИРУСОВ КАРТОФЕЛЯ АЛТАЙСКОГО КРАЯ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЙ

^{1,2}К.А. Табанюхов, ^{1,2}В.С. Масленникова, ^{1,2}Е.В. Шелихова, ²А.С. Козлова, ²В.П. Цветкова, ¹К.И. Мосалев

¹Федеральный исследовательский центр фундаментальной и трансляционной медицины, Новосибирск, Россия

²ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ, Новосибирск, Россия

E-mail: vera.cvetkova.23.05@mail.ru

Для цитирования: Мониторинг вирусов картофеля Алтайского края и их влияние на морфометрические и биохимические показатели растений / К.А. Табанюхов, В.С. Масленникова, Е.В. Шелихова, А.С. Козлова, В.П. Цветкова, К.И. Мосалев // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2024. – № 4(73). – С. 116–123. – DOI: 10.31677/2072-6724-2024-73-4-116-123.

Ключевые слова: мониторинг, вирусы картофеля, Алтайский край, ОТ-ПЦР, морфологические и биохимические показатели.

Реферат. Картофель является одной из важнейших продовольственных культур, наиболее восприимчивых к заболеваниям, в том числе вирусным. Они могут приводить к существенным потерям урожая (до 30–80 %), а в случае поражения несколькими вирусами данный ущерб увеличивается. В статье представлены результаты оценки вирусного заражения семенного картофеля в Алтайском крае (по 10 проб картофеля из Кытмановского, Первомайского районов и г. Барнаул) и его влияния на морфометрические и биохимические показатели растений. Наличие вирусов (X, Y, M, A, S, вирус скручивания листьев и вириод веретеновидности клубней) в пробах определяли методом ОТ-ПЦР с использованием набора реагентов «СИНТОЛ». Определение биохимических показателей: концентрации хлорофилла а и b, малонового диальдегида, активность пероксидазы осуществляли спектрофотометрически. Максимальная частота встречаемости в районах области была отмечена для двух вирусов – PVY, PVS. На сортах Колумба и Джувел распространенность вируса Y достигала 100 %, вируса S – 90–100 %. Вириод веретеновидности клубней (карантинный объект), вирус скручивания листьев и вирус A отсутствовали во всех исследованных образцах. При оценке морфометрических показателей выявлено снижение количества листьев в 1,4 раза, пораженном вирусом Y, относительно безвирусных растений (сорт Колумбо). На сорте Гала комбинация вирусов Y+S вызвала у растений измельчение листовых пластинок и увеличение количества листьев в 1,9 раза. Поражение вирусом S сорта Гала приводило к повышению концентрации МДА в 1,27 и активности пероксидазы в 1,26 раза. Комбинированная вирусная инфекция (PVY + PVS) усиливала негативный эффект, наблюдаемый при монозаражении.

MONITORING OF POTATO VIRUSES IN THE ALTAI REGION AND THEIR INFLUENCE ON MORPHOMETRIC AND BIOCHEMICAL PARAMETERS OF PLANTS

^{1,2}K.A. Tabanyukhov, ^{1,2}V.S. Maslennikova, ^{1,2}E.V. Shelikhova, ²A.S. Kozlova, ²V.P. Tsvetkova, ¹K.I. Mosalev

¹Federal research center of fundamental and translational medicine, Novosibirsk, Russia

²Novosibirsk State Agricultural University, Novosibirsk, Russia

E-mail: vera.cvetkova.23.05@mail.ru

Keywords: monitoring, potato viruses, Altai region, RT-PCR, morphological and biochemical parameters.

Abstract. Potatoes are one of the most important food crops, and most susceptible to diseases, including viral ones. They can lead to significant yield losses (up to 30–80 %), and in the case of infection by several viruses, this damage increases. The article presents the results of evaluation of viral infection of seed potatoes in Altai Territory (10 potato samples from Kytmanovsky, Pervomaisky districts and Barnaul city) and its influence on morphometric and biochemical parameters of plants. The presence of viruses (X, Y, M, A, S, leafroll virus and tuber spindle viroid) in the samples was determined by RT-PCR using a 'SINTOL' set of reagents. Biochemical parameters: chlorophyll a and b concentrations, malonic dialdehyde, peroxidase activity were determined spectrophotometrically. The maximum frequency of occurrence in the districts of the region was observed for two viruses - PVY, PVS. On varieties Colomba and Juwel, the prevalence of Y virus reached 100 %, S virus - 90–100 %. Tuber spindle viroid

(quarantine object), leafroll virus and A virus were absent in all tested samples. Evaluation of morphometric indices revealed a 1.4-fold decrease in the number of leaves affected by virus Y, relative to virus-free plants (variety Colombo). On the variety Gala, the combination of Y+S viruses caused in plants a reduction of leaf plates and an increase in the number of leaves by 1.9 times. S virus infection of Gala variety resulted in a 1.27-fold increase in MDA concentration and a 1.26-fold increase in peroxidase activity. Combined virus infection (PVY + PVS) enhanced the negative effect observed with mono-infection.

Серьезной проблемой картофелеводства является деградация семенного картофеля, вызванная вирусными заболеваниями. Вирусы вызывают разнообразные патологические изменения в организме растений. В первую очередь это негативные изменения в физиологии и биохимии клеток и тканей. Большинство вирусов угнетает рост, приводит к «карликовости», вызывает деформацию органов растений, некоторые штаммы вызывают некрозы на клубнях [1]. Смешанная вирусная инфекция может привести к еще более серьезному ущербу и снижению урожайности [2, 3]. Внешние признаки поражения сопровождаются гистологическими и цитологическими изменениями у растений [4]. Многочисленные исследования подтверждают, что целлюлоза и лигнин клеточной стенки растений играют основную роль в защите растения от инфекций [5, 6]. На сосудах могут появляться лигнифицированные участки, в ряде случаев флоэма дегенерирует [7].

При заражении вирусами активизируются клетки меристемы или отмечается избыточный рост ксилемы. На сегодняшний день сообщается, что по меньшей мере 39 вирусов растений были обнаружены в клетках, связанных с ксилемой различных хозяев, включая картофель [8].

Наиболее распространенным вирусным симптомом является хлороз листьев, отражающий структурные изменения хлоропластов. Влияние вируса на структуры и функции хлоропластов обычно приводит к истощению фотосинтетической активности [9, 10]. Ряд вирусов подавляет развитие органелл клеток: в хлоропластах могут появляться пузырьки, часто изменяется форма митохондрий [11]. Возможно также уменьшение интенсивности фиксации углерода, количества и активности некоторых фракций белка, хлорофилла и содержания хлоропластных рибосом. Часто снижается интенсивность образования крахмала [12], регистрируется увеличение интенсивности дыхания, изменение количества ферментов и их активности [13].

Одним из проявлений успешного иммунного ответа является реакция сверхчувствительности, при которой ограничение патогенов местом

заражения связано с локализованной программируемой клеточной смертью [14]. Реакции предшествует ряд биохимических и клеточных сигналов, одним из самых ранних признаков которых является быстрое и интенсивное производство активных форм кислорода [15–17]. Так, показано, что вирусная инфекция стимулирует активность дегидраз, которые влияют на начальные фазы дыхания, при этом активность пероксидазы пораженных растений увеличивается [18]. При заражении табака вирусом табачной мозаики наблюдается повышение активности дыхания, тогда как после воздействия вирусной инфекции на растения свеклы и картофеля выявлено повышение окислительной активности [19].

И.В. Киргизовой представлены результаты исследований по изучению физиологического ответа микроклонов картофеля (*S. tuberosum* L.) в ответ на инфицирование мозаичным вирусом картофеля PVS. Показано, что антиоксидантная система может быть использована в качестве маркерных признаков для ранжирования картофеля по данному признаку и проведения дальнейших селекционных работ [20]. Однако влияние вирусов и их комбинаций на биохимические показатели растений картофеля остается малоизученным.

Цель работы – оценка морфометрических и биохимических показателей растений картофеля, зараженного вирусами и их комбинациями.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования были проведены в 2024 г. на базе лаборатории биологической защиты растений и биотехнологии НГАУ и лаборатории исследования вирусных заболеваний растений и животных ФИЦ ФТМ, Новосибирская область, Россия. Образцы были отобраны в соответствии с ГОСТ 33996–2016, ФГБУ «Россельхозцентр» по Алтайскому краю. Клубни картофеля каждого сорта культивировали в пластиковых горшках (объемом 0,7 л) в боксах при температуре +24±1 °С, фотопериоде 16/8 ч: свет/темнота.

Определение вирусов в образцах картофеля. Оценка содержания патогенов в образцах картофеля осуществлялась методом ПЦР-анализа в реальном времени. Исследовали сто растений (по 10 проб с каждого сорта) картофеля *S. tuberosum* из Кытмановского (сорта Мемфис (Memphis), PC1; Ривьера (Riviera), PC1; Гала (Gala), PC1; Коломба (Colomba), PC1, Первомайского (сорта Ривьера, PC1; Ред Скарлетт (Red Scarlett), PC1) районов Алтайского края и г. Барнаул (сорта Джувел (Jewel), PC1; Гала, PC1 и PC2; Коломба, PC2). Пробы листьев для определения вирусной нагрузки отбирали на четвёртую неделю после посадки с верхнего, среднего и нижнего ярусов растений. Выделение вирусной РНК из собранных листьев картофеля проводили с использованием набора «ФитоСорб» на магнитных частицах компании ООО «Синтол» в соответствии с рекомендациями производителя. Анализ РНК проводили на амплификаторе Rotor-Gene Q (QIAGEN, Германия). Наличие вирусов в образцах листьев картофеля определяли с использованием набора реаген-

тов «Синтол» PV-005 (вирус X (PVX), вирус Y (PVY), вирус M (PVM), вирус скручивания листьев (PLRV), вирус A (PVA), вирус S (PVS) и вириод веретеновидности клубней (PSTVd)).

Определение биохимических показателей осуществляли на спектрофотометре Thermo Scientific Varioskan LUX (THERMO FISHER Scientific, США) с использованием 96-луночных планшетов (АО «Фирма Медполимер», Россия). Пробы гомогенизировали с помощью MagNA Lyser (ROCHE, Швейцария). Активность пероксидазы определяли по образованию продукта реакции – тетрагвая-кола за счет увеличения оптической плотности при 470 нм, ежесекундно в течение 270 с [21]. Концентрацию малонового диальдегида (МДА) – в реакции с 2-тиобарбитуровой кислотой [22]. Хлорофилл а определяли при 665 нм, хлорофилл b – при 649 нм. Концентрации хлорофиллов а и b в вытяжке рассчитывали по формуле Вернона [23]. Биохимические и морфометрические показатели анализировали у 79 растений из партий сортов Коломба и Гала (табл. 1).

Таблица 1

Количество растений, зараженных вирусами и их комбинациями
Number of plants infected with viruses and their combinations

Сорт	Кол-во растений и виды вирусов				Общее число растений
Коломба	Нет вирусов	PVY		PVY + PVS	20
	6	4		10	
Гала	Нет вирусов	PVS	PVM	PVY + PVS	59
	41	9	5	4	

Данные исследований обработаны с использованием программ Microsoft Office Excel и STATISTICA 8. Проводили попарное сравнение морфометрических и биохимических показателей у растений, зараженных вирусами, и безвирусных растений. Для этого использовали непараметрический U-критерий Манна–Уитни ввиду ненормального распределения данных и малого числа наблюдений в исследуемых группах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного мониторинга было выявлено, что наиболее часто в районах Алтайского края встречались вирусы Y и S (табл. 2). PVY обнаруживался во всех исследуемых районах и поражал все сорта картофеля. Наиболее

высокий уровень инфицирования PVY был выявлен на сорте Джувел (г. Барнаул) и Коломба (Кытмановский район). На тех же сортах была выявлена высокая распространенность вируса S картофеля (90,0–100,0 %). Вирус X встречался в образцах Первомайского района и г. Барнаул, однако его распространенность была на уровне 10,0 %. Наибольшая вирусная нагрузка (PVX, PVY, PVM, PVS) была выявлена на сорте Джувел. Вириод веретеновидности клубней картофеля (карантинный объект), вирус скручивания листьев и вирус A отсутствовали у всех протестированных образцов.

Своевременный мониторинг вирусов картофеля, а также использование для посадки безвирусного семенного материала может существенно снизить уровень зараженности вирусами и сохранить урожайность картофеля.

Таблица 2

Распространенность вирусов картофеля по районам Алтайского края, %
Prevalence of potato viruses by regions of Altai region, %

Сорт	Вирус картофеля						
	PVX	PVY	PVM	PLRV	PVA	PVS	PSTVd
<i>Кытмановский район</i>							
Мемфис, РС1	–	60,0	10,0	–	–	10,0	–
Ривьера, РС1	–	–	–	–	–	–	–
Гала, РС1	–	5,0	–	–	–	–	–
Коломба, РС1	–	100,0	–	–	–	90,0	–
<i>Первомайский район</i>							
Ривьера, РС1	10,0	10,0	10,0	–	–	–	–
Ред Скарлетт, РС1	–	80,0	–	–	–	–	–
<i>г. Барнаул</i>							
Джувел, РС1	10,0	100,0	50,0	–	–	100,0	–
Гала, РС1	–	–	–	–	–	5,0	–
Коломба, РС2	–	40,0	–	–	–	10,0	–
Гала, РС2	–	40,0	–	–	–	100,0	–

Измерения морфометрических показателей через четыре недели после посадки клубней показали, что в варианте, зараженном PVY, происходило снижение количества листьев на сорте Коломба относительно безвирусных растений в

1,4 раза (табл. 3). При этом на данном сорте не выявлено статистически достоверных различий между безвирусными и зараженными растениями по длине надземной части и количеству стеблей.

Таблица 3

Морфометрические показатели картофеля при заражении вирусами
Morphometric parameters of potato during virus infection

Сорт	Вариант	Длина надземной части, см	Кол-во стеблей, шт.	Кол-во листьев, шт.
Гала	Без заражения	14,47	3,41	17,90
	PVS	16,16	2,66	22,44
	PVM	14,20	3,20	16,80
	PVY + PVS	15,00	3,25	35,00**
Коломба	Без заражения	8,00	2,66	13,83
	PVY	8,50	2,50	9,75*
	PVY + PVS	10,30	3,30	15,30

* – достоверность различий по сравнению с группой «Без заражения» $p < 0,05$;

** – достоверность различий по сравнению с группой «Без заражения» $p < 0,01$.

При заражении комбинацией вирусов PVY + PVS на сорте Гала количество листьев увеличилось относительно безвирусных в 1,9 раза ($p \leq 0,01$). Однако присутствие данной комбинации вирусов вызывало измельчение листовых пластинок (рисунок), ненормальную пролиферацию

боковых побегов, их деформацию, что приводило к уменьшению площади ассимиляционной поверхности. Количество стеблей на обоих сортах достоверно не отличалось между вариантами с заражением вирусами и безвирусными растениями.



Листья картофеля: *a* – монозаражение PVY, *б* – заражение комбинацией вирусов PVY + PVS
 Potato leaves: *a* – mono-infection with PVY, *б* – infection with a combination of PVY + PVS viruses

При количественной оценке фотосинтетических пигментов на сорте Гала, пораженном вирусами М и S, наблюдается тенденция снижения концентрации хлорофилла *b*, однако достоверных отличий между группами сравнения обнаружено не было (табл. 4). При этом ранее Kereša и другими исследователями показано, что картофель, зараженный комбинацией вирусов PVM + PVS,

имел меньшее количество и вес клубней, чем растения с одиночным заражением PVM. Результаты исследований указывают на выраженное негативное влияние PVS при коинфекции с PVM [24].

На раннеспелом сорте Коломба статистически значимых различий по концентрации МДА и активности пероксидазы не установлено.

Таблица 4

Биохимические показатели картофеля при заражении вирусами
 Biochemical parameters of potato during virus infection

Сорт	Вариант	Концентрация хлорофилла, мг/л		Концентрация МДА, мкМ/1 г сырой массы	Активность пероксидазы, усл.ед./1 г сырой массы
		<i>a</i>	<i>b</i>		
Гала	Без заражения	14,40	8,21	3,24	1,48
	PVS	14,30	7,48	4,12**	1,86*
	PVM	12,47	7,79	4,02	1,71
	PVY + PVS	13,81	9,04	4,89**	2,04*
Коломба	Без заражения	13,52	6,61	4,59	1,40
	PVY	12,52	5,74	5,78	1,86
	PVY + PVS	13,49	6,47	5,26	1,41

* – достоверность различий по сравнению с группой «Без заражения» $p < 0,05$;

** – достоверность различий по сравнению с группой «Без заражения» $p < 0,01$.

Установлено, что вирусное заражение вызывает в листьях картофеля сорта Гала окислительный стресс, выявленный по накоплению

МДА и усилению активности пероксидазы. Активирование пероксидазы является характерной биохимической реакцией, по которой судят

об устойчивости растений [25]. На растениях среднераннего сорта Гала, пораженных PVS, концентрации МДА и пероксидазы были выше относительно безвирусных в 1,27 ($p < 0,01$) и 1,26 ($p < 0,05$) раз соответственно. При монозаражении вирусом М наблюдались те же тенденции. При этом комбинированное вирусное заражение (PVS + PVM) приводило к более тяжелому протеканию болезни, которое выражалось в увеличении концентрации МДА в 1,5 ($p < 0,01$) раза, и активности пероксидазы – в 1,38 ($p < 0,05$) раза. Изменение уровня МДА – продукта перекисного окисления липидов – является одним из маркеров интенсивности окислительного стресса у растений. По величине данного показателя можно судить о негативном влиянии вирусного заражения в отношении клеточных мембран растений картофеля [26]. Однако патофизиологические процессы при комбинированной вирусной инфекции нуждаются в дальнейшем изучении.

ВЫВОДЫ

1. Анализ распространенности вирусных болезней в клубнях картофеля показал, что чаще всего растения заражались PVY и PVS, которые

встречались во всех районах Алтайского края с частотой от 5 до 100 %. Среди проанализированных образцов не было выявлено различий в распространении вирусов, связанных с сортоустойчивостью и репродукцией. Наиболее высокий уровень инфицирования PVY был выявлен на раннеспелых сортах Джувел и Коломба. Карантинный объект – вириод веретеновидности клубней картофеля отсутствовал у всех образцов.

2. Вирусы вызывали разнообразные патологические изменения в растениях картофеля: деформацию и снижение количества листьев на сорте Коломба в 1,4 раза и в то же время увеличение их количества на сорте Гала в 1,9 раза относительно безвирусных растений. По количеству стеблей и длине надземной части на обоих сортах достоверных различий не отмечено.

3. Сочетанная вирусная инфекция усиливала негативный эффект, наблюдаемый при монозаражении, и нарушала рост растений сорта Гала. Коинфекция вызывала стресс, приводящий к повышению активности пероксидазы (в 1,38 раза) и концентрации малонового диальдегида (1,5 раза) по сравнению с безвирусными растениями.

Работа выполнена в рамках темы НИР: No1022072600029-5-1.6.2;1.6.8.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Прокофьев Л.С., Кинчарова М.Н. Распространение, вредоносность и особенности проявления штаммов вируса PVY картофеля в лесостепи Среднего Поволжья // Вестник защиты растений. – 2012. – № 3. – С. 38–44.
2. Faccioli G. Control of potato viruses using meristem and stem-cutting cultures, thermotherapy, and chemotherapy // Virus and virus-like diseases of potatoes and seed potatoes, ed. G. Loebenstein, P.H. Berger, A.A. Brunt, and R.G. Lawson. – 2001. – P. 365–390.
3. Павлова Е.А. Диагностика скрытой вирусной инфекции картофеля – важный этап семеноводства // Защита и карантин растений. – 2014. – № 2. – С. 15–16.
4. Gergerich R.C., Dolja V.V. Introduction to plant Viruses, the invisible foe // Plant Health Instr. – 2006. – 414. – P. 1. – DOI: 10.1094/PHI-I-2006-0414-01.
5. Liu Q., Luo L., Zheng L. Lignins: biosynthesis and biological functions in plants // Int. J. Mol. Sci. – 2018. – № 19. – P. 335. – DOI: 10.3390/ijms19020335.
6. Meents M.J., Watanabe Y., Samuels A.L. The cell biology of secondary cell wall biosynthesis // Ann. Bot. – 2018. – № 121. – P. 1107–1125. – DOI: 10.1093/aob/mcy005.
7. Kozielec E., Otulak-Kozielec K., Bujarski J.J. Plant Cell Wall as a Key Player During Resistant and Susceptible Plant-Virus Interactions // Front. Microbiol. – 2021. – № 12. – P. 656809. – DOI: 10.3389/fmicb.2021.656809.
8. Sun Y.D., Spellman-Kruse A., Folimonova S.Y. Blaze a New Trail: Plant Virus Xylem Exploitation // Int J Mol Sci. – 2022. – № 23(15). – P. 8375. – DOI: 10.3390/ijms23158375.
9. Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in leaves of stem mustard (*Brassica juncea* var. tsatsai) after turnip mosaic virus infection / D.-P. Guo, Y.-P. Guo, J.-P. Zhao [et al.] // Plant Sci. – 2005. – № 168. – P. 57–63. – DOI: 10.1016/j.plantsci.2004.07.019.
10. The symptomless leaf infection with grapevine leafroll associated virus 3 in grown in vitro plants as a simple model system for investigation of viral effects on photosynthesis / I. Christov, D. Stefanov, T. Velinov [et al.] // J. Plant Physiol. – 2007. – № 164. – P. 1124–1133. – DOI: 10.1016/j.jplph.2005.11.016.
11. Hong J.S., Ju H.J. The Plant Cellular Systems for Plant Virus Movement // Plant Pathol J. – 2017. – № 33(3). – P. 213–228. – DOI: 10.5423/PPJ.RW.09.2016.0198.

12. *A Reduced Starch Level in Plants at Early Stages of Infection by Viruses Can Be Considered a Broad-Range Indicator of Virus Presence* / W. Zhao, L. Wang, M. Liu [et al.] // *Viruses*. – 2022. – № 14(6). – P. 1176. – DOI: 10.3390/v14061176.
13. *Jiang T., Zhou T. Unraveling the Mechanisms of Virus-Induced Symptom Development in Plants* // *Plants (Basel)*. – 2023. – № 12(15). – P. 2830. – DOI: 10.3390/plants12152830.
14. *Staying alive – is cell death dispensable for plant disease resistance during the hypersensitive response?* / A. Künstler, R. Bacsó, G. Gullner [et al.] // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* – 2016. – № 93. – P. 75–84. – DOI: 10.1016/j.pmpp.2016.01.003.
15. *Balint-Kurti P. The plant hypersensitive response: concepts, control and consequences* // *Mol. Plant Pathol.* – 2019. – № 20. – P. 1163–1178. – DOI: 10.1111/mpp.12821.
16. *Biochemical characterization of oxidative stress in the compatible interaction between Pepper golden mosaic virus and habanero pepper plants* / C. Aguilar-Sánchez, Y. Minero-García, C. Hernández-Zepeda, O. Moreno-Valenzuela // *Revista Mexicana de Fitopatología, Mexican Journal of Phytopathology*. – 2022. – № 40. – DOI: 10.18781/R.MEX.FIT.2111-1.
17. *Oxidative stress and antioxidative responses in plant–virus interactions* / J.A. Hernández, G. Gullner, M.J. Clemente-Moreno [et al.] // *Physiological and Molecular Plant Pathology*. – 2016. – № 94. – P. 134–148. – DOI: 10.1016/j.pmpp.2015.09.001.
18. *Hull R. Plant virology*. 5th ed. – London: Academic Press. – 2014. – 1118 p. – DOI: 10.1016/C2010-0-64974-1.
19. *Plant protection from virus: a review of different approaches* / I. Anikina, A. Kamarova, K. Issayeva [et al.] // *Front. Plant Sci.* – 2023. – № 14. – P. 1163270. – DOI: 10.3389/fpls.2023.1163270.
20. *Киргизова И.В., Калашикова Е.А. Физиологические особенности реакции микроклонов картофеля (*S. tuberosum* L.) на заражение вирусом картофеля S* // *Естественные и технические науки*. – 2022. – № 8(171). – С. 34–38.
21. *Методы биохимического исследования растений* / А.И. Ермаков, В.В. Арасимович, Н.П. Ярош [и др.]. – Л.: Агропромиздат, 1987. – С. 44–45.
22. *Stewart R.R.C., Bewley J.D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes* // *Plant Physiol.* – 1980. – № 65. – P. 245–248.
23. *Мякишева Е.П., Соколова Г.Г. Влияние качества света на содержание фотосинтетических пигментов картофеля (*Solanum tuberosum* L.) в культуре in vitro* // *Известия Алтайского государственного университета*. – 2014. – № 3–2(83). – С. 46–49. – DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.2-08.
24. *Partial Elimination of Viruses from Traditional Potato Cultivar ‘Brinjak’ by Chemotherapy and Its Impact on Physiology and Yield Components* / S. Kereša, D. Vončina, B. Lazarević [et al.] // *Horticulturae*. – 2022. – № 8. – P. 1013. – DOI: 10.3390/horticulturae811013.
25. *Оценка защитных реакций различных генотипов томата при инфицировании вирусными агентами* / Л.И. Мэрий, Л.И. Андроник, С.В. Смеря, И.Ф. Ерхан // *Овощи России*. – 2021. – № 1. – С. 125–129. – DOI: 10.18619/2072-9146-2021-1-125-129.
26. *Влияние биопрепаратов на активность стрессовых ферментов и концентрацию малонового диальдегида в растениях картофеля при вирусном инфицировании* / О.А. Кучерявенко, И.Г. Будзанивская, А.В. Пирог, О.А. Дмитрук // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. – 2018. – № 4(162). – С. 22–28.

REFERENCES

1. Prokofiev L.S., Kincharova M.N., *Vestnik zashchity rasteniy*, 2012, No. 3, pp. 38–44. (In Russ.)
2. Faccioli G., Control of potato viruses using meristem and stem-cutting cultures, chemotherapy, and chemotherapy, *Virus and virus-like diseases of potatoes and seed potatoes*, ed. G. Loebenstein, P.H. Berger, A.A. Brunt, and R.G. Lawson, 2001, pp. 365–390.
3. Pavlova E.A., *Zashchita i karantin rasteniy*, 2014, No. 2, P. 15–16. (In Russ.)
4. Gergerich R.C., Dolja V.V., Introduction to plant Viruses, the invisible foe, *Plant Health Instr*, 2006, 414, pp. 1, DOI: 10.1094/PHI-I-2006-0414-01.
5. Liu Q., Luo L., Zheng L., Lignins: biosynthesis and biological functions in plants, *Int. J. Mol. Sci.*, 2018, No. 19, pp. 335, DOI: 10.3390/ijms19020335.
6. Meents M.J., Watanabe, Y., Samuels A.L., The cell biology of secondary cell wall biosynthesis, *Ann. Bot.*, 2018, No. 121, pp. 1107–1125, DOI: 10.1093/aob/mcy005.
7. Kozieł E., Otulak-Kozieł K., Bujarski J.J., Plant Cell Wall as a Key Player During Resistant and Susceptible Plant-Virus Interactions, *Front. Microbiol.*, 2021, No. 12, pp. 656809, DOI: 10.3389/fmicb.2021.656809.
8. Sun Y.D., Spellman-Kruse A., Folimonova S.Y., Blaze a New Trail: Plant Virus Xylem Exploitation, *Int J Mol Sci.*, 2022, No. 23 (15), pp. 8375, DOI: 10.3390/ijms23158375. PMID: 35955508; PMCID: PMC9368924.

9. Guo D.-P., Guo Y.-P., Zhao J.-P. [et al.], Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in leaves of stem mustard (*Brassica juncea* var. *tsatsai*) after turnip mosaic virus infection, *Plant Sci.*, 2005, No. 168, pp. 57–63, DOI: 10.1016/j.plantsci.2004.07.019.
10. Christov I., Stefanov D., Velinov T., Goltsev V. [et al.], The symptomless leaf infection with grapevine leafroll associated virus 3 in grown in vitro plants as a simple model system for investigation of viral effects on photosynthesis, *J. Plant Physiol.*, 2007, No. 164, pp. 1124–1133, DOI: 10.1016/j.jplph.2005.11.016.
11. Hong J.S., Ju H.J., The Plant Cellular Systems for Plant Virus Movement, *Plant Pathol J.*, 2017, No. 33(3), pp. 213–228, DOI: 10.5423/PPJ.RW.09.2016.0198.
12. Zhao W., Wang L., Liu M., Zhang D., Andika I.B., Zhu Y., Sun L., A Reduced Starch Level in Plants at Early Stages of Infection by Viruses Can Be Considered a Broad-Range Indicator of Virus Presence, *Viruses*, 2022, No. 14(6), pp. 1176, DOI: 10.3390/v14061176.
13. Jiang T., Zhou T., Unraveling the Mechanisms of Virus-Induced Symptom Development in Plants, *Plants (Basel)*, 2023, No. 12(15), pp. 2830, DOI: 10.3390/plants12152830.
14. Künstler A., Bacsó R., Gullner G., Hafez Y.M., Király L., Staying alive – is cell death dispensable for plant disease resistance during the hypersensitive response? *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 2016, No. 93, pp. 75–84, DOI: 10.1016/j.pmp.2016.01.003.
15. Balint-Kurti P., The plant hypersensitive response: concepts, control and consequences, *Mol. Plant Pathol.*, 2019, No. 20, pp. 1163–1178, DOI: 10.1111/mpp.12821.
16. Aguilar-Sánchez C., Minero-García Y., Hernández-Zepeda C., Moreno-Valenzuela O., Biochemical characterization of oxidative stress in the compatible interaction between Pepper golden mosaic virus and habanero pepper plants, *Revista Mexicana de Fitopatología, Mexican Journal of Phytopathology*, 2022, No. 40, DOI: 10.18781/R.MEX.FIT.2111-1.
17. Hernández J.A., Gullner G., Clemente-Moreno M.J. [et al.], Oxidative stress and antioxidative responses in plant–virus interactions, *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2016, No. 94, pp. 134–148, DOI: org/10.1016/j.pmp.2015.09.001.
18. Hull R., *Plant virology*, 5th ed., London: Academic Press, 2014, 1118 p., DOI: 10.1016/C2010-0-64974-1.
19. Anikina I., Kamarova A., Issayeva K. [et al.], Plant protection from virus: a review of different approaches, *Front. Plant Sci.*, 2023, No. 14, pp. 1163270, DOI: 10.3389/fpls.2023.1163270.
20. Kirgizova I.V., Kalashnikova E.A., *Estestvennye i tekhnicheskie nauki*, 2022, No. 8 (171), pp. 34–38. (In Russ.)
21. Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P. [et al.], *Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy* (Methods of biochemical research of plants), Leningrad: Agropromizdat, 1987, pp. 44–45.
22. Stewart R.R.C., Bewley J.D., Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes, *Plant Physiol.*, 1980, No. 65, pp. 245–248.
23. Myakisheva E.P., Sokolova G.G., *Izvestiya Altayskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2014, No. 3–2(83), pp. 46–49, DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.2-08. (In Russ.)
24. Kereša S., Vončina D., Lazarević B. [et al.], Partial Elimination of Viruses from Traditional Potato Cultivar ‘Brinjak’ by Chemotherapy and Its Impact on Physiology and Yield Components, *Horticulturae*, 2022, No. 8, pp. 1013, DOI: 10.3390/horticulturae8111013.
25. Meriy L.I., Andronik L.I., Smerya S.V., Erhan I.F., *Ovoshchi Rossii*, 2021, No. 1, pp. 125–129, DOI: 10.18619/2072-9146-2021-1-125-129. (In Russ.)
26. Kucheryavenko O.A., Budzanivskaya I.G., Pirog A.V., Dmitruk O.A., *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2018, No. 4 (162), pp. 22–28. (In Russ.)

Информация об авторах:

К.А. Табанюхов, младший научный сотрудник
 В.С. Масленникова, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник
 Е.В. Шелихова, младший научный сотрудник
 А.С. Козлова, аспирант
 В.П. Цветкова, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент
 К.И. Мосалев, младший научный сотрудник

Contribution of the authors:

K.A. Tabanyukhov, minor researcher
 V.S. Maslennikova, PhD in agricultural sciences, researcher
 E.V. Shelikhova, minor researcher
 A.S. Kozlova, PhD student
 V.P. Tsvetkova, PhD in agricultural sciences, associate professor
 K.I. Mosalev, minor researcher

Вклад авторов:

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.